

**LE PACIFIQUE, CENTRE D'ORIGINE, D'ÉVOLUTION  
ET DE DISTRIBUTION DES ANGIOSPERMES  
D'APRÈS ALBERT C. SMITH**

par A. AUBRÉVILLE

Les idées se propagent et évoluent vite dans le domaine des sciences quand une théorie nouvelle ou longtemps indécise ou même combattue dans les esprits, vient tout à coup, suite à des découvertes expérimentales, à être admise quasi unanimement. Ce fut le cas de la célèbre théorie de la dérive continentale de WEGENER<sup>1</sup>. Son idée était que les actuels continents étaient nés de la fragmentation d'un supercontinent, la Pangea ou au moins de deux, la Laurasia au nord et le Gondwana au sud. Il datait la dérive du tertiaire en ce qui concerne la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, à 50 millions d'années. Dans une étude rectificative WEGENER et KÖPPEN (1924), avançaient le début de cet événement au Jurassique, il y a 150 M.A. Certains géophysiciens le reportent même à 200 M.A. La théorie de WEGENER fut aussitôt contestée; les preuves, les arguments n'étaient pas convainquants. Les botanistes, les naturalistes cependant l'adoptaient parfois avec chaleur car un continent unique — ou presque — existant encore à l'époque du développement reconnu des Angiospermes depuis le crétacé inférieur, était indispensable leur semblait-il à la compréhension de l'explosion et de la répartition des Angiospermes dans le monde. Les arguments d'ordre phytogéographique ne manquaient certes pas aux botanistes, mais ils ne suffisaient pas à convaincre les géophysiciens. Comment expliquer notamment ces ressemblances entre les flores tropicales continentales, et plus encore les disjonctions à larges diastèmes de familles, de tribus, de genres et même exceptionnellement d'espèces, des affinités intercontinentales parfois étroites, si l'on ne pouvait admettre à l'origine des contacts réels entre toutes ces flores. Lorsque en 1969, je publiais dans *Adansonia*<sup>2</sup> mes réflexions sur l'origine des Angiospermes tropicales, j'étais dans l'ignorance de la théorie nouvelle de l'expansion.

1. WEGENER (1912, 1915, 1924), TAYLOR (1910). — Défendue et modifiée par DU TOIT (1937), KING (1953), CAREY (1955).

2. Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia*, ser. 2, 9, 2 (1969).

sion des fonds océaniques qui équivalait à celle de la dérive continentale mais je n'en proclamais pas avec moins de conviction ma croyance dans la vérité de la conception wegenérienne.

Aujourd'hui après le coup d'éclat des océanographes et des physiciens dont j'ai retracé brièvement la genèse dans le précédent article publié dans cette revue, le champ est librement ouvert aux botanistes anxieux des origines des Angiospermes. Depuis ces dernières années, les publications sur ce sujet se multiplient. Il semble que tous admettent aujourd'hui une origine crétacé inférieur ou jurassique — et certains remontent même au permien — des Angiospermes, c'est-à-dire avant la rupture en plusieurs pièces continentales du continent initial.

Je viens en particulier de lire une intéressante<sup>1</sup> brochure de Albert C. SMITH, professeur de botanique à l'Université de Hawaï intitulée « The Pacific as a key to flowering plant history » (20 mai 1970, 26 p.). Le sujet, que je vais analyser, est d'établir que la région indo-pacifique fut le centre de l'origine, de l'évolution et de l'expansion des Angiospermes. Deux idées fondamentales sont admises dans la thèse de l'auteur : 1°) à l'origine il y avait un continent unique qui fut dispersé il y a 150-200 M.A. en plusieurs masses continentales par des mécanismes dont la cause est encore imparfaitement connue ; 2°) les Angiospermes sont originaires des régions tropicales ou subtropicales. A. C. SMITH ici précise et restreint : régions tropicales ou subtropicales du Pacifique (sud-est asiatique et Malaisie).

A. C. SMITH va plus loin en se refusant d'admettre que dès leur origine les Angiospermes furent distribuées dans toutes les principales masses continentales. Il estime qu'au mésozoïque moyen elles n'étaient pas encore diffusées dans tout le Gondwana. Leur distribution dans le monde, du crétacé au tertiaire inférieur aurait été effectuée à partir des régions du Pacifique par des transports à longue distance effectués progressivement par sauts — « de pierre en pierre ».

Son argument majeur est que les plus archaïques des Angiospermes sont principalement encore concentrées aujourd'hui dans la région asiatico-australasienne et surtout dans l'Asie du Sud-est et la Malaisie. La probabilité serait ainsi grande pour que cette région soit le centre d'origine de ces Angiospermes les plus primitives.

Quels sont ces caractères primitifs conservés dans des familles et genres encore survivants :

1°) des fleurs à structure strobiloïde. Sur quelques 450 familles existantes d'Angiospermes, l'auteur, en 1967, déjà avait reconnu 39 familles accusant ce caractère archaïque, comprenant 490 genres et 12 200 espèces. Sur ces 39 familles, 34 sont asiatiques-australasiennes (Asie, Australasie, jusqu'à Ceylan, Fidji et N<sup>elle</sup> Zélande), 17 parmi elles sont représentées en Afrique tropicale et à Madagascar, 18 le sont en Amérique. Depuis, en 1970, l'auteur a étendu sa distinction au total à 60 familles, dont 53 sont asiatiques et australasiennes, 25 représentées en Afrique et Madagascar,

1. Que je remercie mon confrère Ph. MONOD de m'avoir communiquée. Voir également la thèse de AXELROD qui réfute sur certains points l'opinion de A. C. SMITH.

40 en Amérique. Il observe en outre que les espèces asiatico-australasiennes de ces familles sont plus diversifiées et plus primitives que celles d'Afrique et d'Amérique.

TAKHTAJAN, en 1969, reconnaissait 47 familles et 13 ordres.

Dans l'hémisphère nord il faut citer en particulier les Magnoliacées, Annonacées, Lauracées, Ranunculacées, Berbéridacées, Papavéracées, Nymphaécées.

Elles constituent en quelque sorte des familles fossiles vivantes;

2°) absence de vaisseaux dans le tissu conducteur du xylème. Plus de 100 espèces actuelles d'Angiospermes ont des bois sans vaisseaux, la plupart sont australasiennes ou asiatiques : Wintéracées, 7 genres, 95 espèces, dont le centre de distribution est l'Australasie (6 g., 90 esp.); Madagascar compte 1 espèce d'un genre papou; l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale ont 1 genre à 4 espèces; Trochodendracées, famille endémique monotypique du Japon et de Formose; Tétracentracées monotypique, aires localisées dans l'Est asiatique; Amborellacées, monotypique, N<sup>elle</sup> Calédonie; Genre *Sarcandra* de la famille des Chloranthacées, le seul genre de la famille à bois sans vaisseaux, répandu du Japon et du sud de la Chine à Ceylan et en Malaisie. La famille elle-même a une très large distribution, Madagascar, Amér. trop. S.-E. Asiatique, Malaisie;

3°) tubes criblés dans le phloème. Une seule famille d'Angiosperme, Austrobaileyacées avec 2 espèces au Queensland;

4°) pollens monocolporés caractéristiques de groupes de gymnospermes et de plusieurs monocotylédones; ils existent aussi chez 25-30 familles des Magnoliédées : Wintéracées, Magnoliacées, Pipéracées, Lauracées, Nymphaécées, etc. Le pollen des dicotylédones est typiquement tricolporé.

Les Magnoliacées ont un caractère archaïque très significatif avec leur pollen monocolporé, leurs étamines non spécialisées et un bois primitif. Leur centre principal de diversité est l'Asie de l'Est, du Japon à l'Himalaya et la N<sup>elle</sup> Guinée. Un second centre moins diversifié se place à l'Est de l'Amérique du Nord et en Amérique tropicale;

5°) des caractères archaïques se trouvent aussi chez certains carpelles : *Eupomatia* (N<sup>elle</sup> Guinée, E. Australie), *Tasmannia* des Philippines à l'Australie E. et la Tasmanie, Schisandracées (46 sp. Asie E. et Malaisie, 1 sp. U.S.A.), Illiciacées, genre *Illicium* (42 sp. E. Asie, Malaisie et 5 au S.-E. de l'Amérique du Nord et aux grandes Antilles), Dégénariacées, 1 espèce endémique de *Degenaria* à Fidji, *Himantandra* (1 sp. en N<sup>elle</sup> Guinée et 1 au Queensland).

Cette revue montre effectivement que les pays du Pacifique sont particulièrement riches en familles, genres et espèces primitifs. Ils ne sont cependant pas les seuls. Par ailleurs ces pays ne peuvent-ils pas être plutôt considérés comme des centres d'espèces vivantes fossiles, groupés là dans des milieux conservateurs qui auraient subi moins de fluctuations défavorables à la conservation des espèces que dans d'autres. Leur évolution s'est arrêtée là, sans que cela entrave leur conservation. Les incitations du phylétisme nous sont toujours inconnues. Des espèces ou des groupes

systématiques actuels peuvent être très évolués dans leur organisation morphologique et anatomique, mais leurs souches disparues pouvaient être aussi anciennes que celles des espèces fossiles vivantes. Leur origine nous échappe donc. Ancienneté d'âge et archaïsme sont des conceptions distinctes dans une certaine mesure. Les espèces archaïques sont anciennes. Les espèces, même les plus anciennes, ne sont pas nécessairement archaïques. Pour prouver l'ancienneté d'un taxon l'archaïsme est probablement une condition suffisante, elle n'est pas nécessaire. J'admets très volontiers que la plupart des groupes archaïques cités par A. C. SMITH ont leur origine dans les régions du Pacifique, mais je ne vais pas au-delà en admettant que les Angiospermes dans leur généralité eurent cette origine.

A priori, je pense que les Angiospermes sont issues au créacé inférieur de diverses régions du Gondwana initial et que leur développement fut polytopique et polyphylétique. Seule la paléontologie apportera peut-être des arguments décisifs et peut-être confirmera-t-elle le choix des régions du Pacifique comme lieu du paradis terrestre des Angiospermes d'où elles se sont répandues dans le monde. Mais existe-t-il beaucoup de fossiles d'Angiospermes authentiques datant du jurassique et du trias?

A l'appui de sa thèse, l'auteur apporte d'autres arguments. Si tous les continents issus de la fragmentation du Gondwana avaient été occupés avant leur séparation par les Angiospermes :

1°) les 3 grandes régions floristiques tropicales comprendraient les mêmes groupes d'éléments primitifs Angiospermes, ce qui n'est pas le cas. L'argument ne nous convainc pas. D'une part, ces groupes d'après les comptages même de l'auteur, sont loin d'être absents, même loin du Pacifique. Nous pourrions raisonner un peu plus avant avec n'importe quels autres groupes systématiques dont la répartition, même quand elle est pantropicale ou cosmopolite, est généralement très hétérogène et cependant on n'admet pas nécessairement que les centres d'accumulation actuels sont des centres d'origine. Les changements climatiques orographiques, géographiques, ont probablement apporté de larges coupures dans les répartitions les plus anciennes. Il faudrait aussi connaître l'histoire de la distribution des insectes qui a certainement des rapports de causalité avec celle des plantes;

2°) les Angiospermes primitives devraient être distribuées au hasard et non concentrées en groupes systématiques dans l'aire asiatico-australasienne. Nous sommes ramenés aux observations précédentes. Les lois du développement phylétique vigoureux ou peu accusé sont mystérieuses, et encore existent-elles?

3°) la répartition floristique devrait être différente entre l'Asie du sud-est et la Malaisie occidentale d'une part et la N<sup>elle</sup> Guinée et Australie de l'Est d'autre part. Or elle serait peu différente entre les 2 régions. Je pensais au contraire qu'il y avait entre ces grandes flores régionales une grande coupure. Je me souviens qu'autrefois on insistait au point de vue des flores sur une certaine ligne Wallace de démarcation;

4°) des fossiles d'Angiospermes datant du créacé inférieur auraient été trouvées dans les régions mieux connues par les prospections paléonto-

logiques d'Amérique, d'Europe et d'Afrique, ce qui ne serait pas le cas. Je ne puis que m'en remettre à la compétence des paléontologues pour décider de cet argument.

Reste à examiner la direction des migrations autour du centre supposé d'origine du Pacifique.

J'ai déjà dit que A. C. SMITH adoptait la conception du Gondwana ce qui ouvre de nombreuses directions de migrations. Il a rejeté toutes les hypothèses classiques autres; origines polaires des Angiospermes et migrations vers le sud, divagation de l'axe de la Terre et changements climatiques concomitants, transports par l'usage de ponts transocéaniques dans la zone tropicale. Il ne reste plus comme moyens de migrations que les transports à longue distance, par sauts, ce qui est possible de proche en proche sur des continents avant qu'ils ne s'éloignent trop les uns des autres.

Il envisage les routes majeures suivantes à partir du Pacifique, qui seraient simultanément des voies de migration et d'évolution : vers le nord par le détroit de Behring, en direction de l'Amérique et de l'Europe; en suivant les côtes de l'Océan indien vers l'Afrique et Madagascar; vers le sud en passant par l'Australie, la N<sup>elle</sup> Calédonie, la N<sup>elle</sup> Zélande, l'archipel ouest antarctique et l'Amérique du Sud.

Comme nous ne savons pratiquement rien des possibilités géographiques et climatiques de passage à ces temps géologiques, tout est possible. Il faudra attendre que géologues et géophysiciens connaissent mieux qu'aujourd'hui la distribution des masses continentales depuis 200 millions d'années.

\* \* \*

Comme je venais de remettre à la rédaction d'*Adansonia* cette analyse de l'étude de A. C. SMITH, j'ai reçu de Mr. BASSETT MAGUIRE du New York Botanical Garden une note sur la flore du « Guayana Highland <sup>1</sup> » dont il dirige la publication <sup>2</sup> et pour laquelle il accomplit de nombreuses missions depuis 20 ans. La conclusion de cette note, a un rapport immédiat avec la thèse de A. C. SMITH que je viens d'exposer. B. MAGUIRE est en complet désaccord avec ce dernier. Il reconnaît que les terres indomalaises furent vraisemblablement un centre d'origine d'un type primitif d'une flore d'Angiospermes tropicales, mais non le centre unique d'où essaïmèrent et évoluèrent au cours de leurs migrations centrifuges dans la période mésozoïque, l'ensemble des Angiospermes archaïques avant la dislocation du Gondwana. Il est probable que plusieurs berceaux d'Angiospermes se constituèrent spontanément et indépendamment à la surface du supercontinent ou des continents connectés du jurassique et du crétacé. Il est vraisemblable d'après B. MAGUIRE que le « Guayana Highland »

1. BASSETT MAGUIRE. On the Flora of the Guayana Highland. *Biotropica*, 2, 2 (1970).

2. The Botany of the Guayana Highland. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Plusieurs familles sont étudiées : Graminées, Cypéracées, Rapatécées, Xyridacées, Broméliacées (Pitcairnioidées), Haemadoracées, Orchidacées, Sarracéniacées, Rutacées, Ochnacées, Bonnetiacées, Myrtacées, Mélastomatacées, Rubiacées, Composées.

porte un vestige dérivé d'une flore secondaire d'Angiospermes qui était installée avant le soulèvement du plateau guyanais. Elle n'a floristiquement que des rapports restreints<sup>1</sup> avec la flore archaïque indo-malaise. Aujourd'hui la flore actuelle du plateau guyanais est riche de quelques 8 000 espèces dont plus de 50 % d'endémiques, largement distincte donc de la flore plus récente du bassin amazonien. Sur les sommets elle compte environ 2 000 espèces avec une endémicité de 90-95 %.

Ces plateaux aux confins Vénézuéla-Guyane anglaise-Bésil sont constitués de sédiments gréseux mésozoïques qui couvraient initialement tout le bouclier guyanais et furent soulevés au miocène, tandis que le bassin amazonien, avant le soulèvement andin à la même période, trouvait son écoulement vers l'Océan pacifique. Ces grès étaient couverts d'une flore, ancêtre de la flore actuelle, qui se trouva portée à des hauteurs dont la chaîne culminante à la jonction des frontières Vénézuéla-Guy. b.-Bésil est la chaîne du Roraima (2 500-2 800 m d'altitude). Au secondaire cette épaisse couche gréseuse eut une extension considérable puisqu'elle s'étendait jusqu'aux Andes colombiennes à l'Ouest et jusqu'à la Guyane hollandaise à l'Est sur 2 000 kilomètres de longueur. Elle couvrait environ un million de km<sup>2</sup>. Elle fut soumise durant son élévation à une érosion puissante sous un climat tropical humide<sup>2</sup> et fut finalement curieusement découpée en plateaux discontinus spectaculaires, limités par des escarpements verticaux grandioses d'une hauteur de commandement considérable que l'on nomme des mesas ou cerros ou encore localement des tepuis, souvent inaccessibles (sauf aux oiseaux), dont les sommets sont peu connus<sup>3</sup>. Les collines de piedmont, les talus et les sommets sont boisés, certains hauts plateaux sont occupés par des savanes herbeuses (Gran Sabana), mais il est pratiquement impossible à la flore des plaines de venir concurrencer chez elle la flore vestigiale et orophile des tipus. L'érosion a réduit la surface aux actuels plateaux du Vénézuéla guyanais (Mts Roraima-plateaux Pakaraima), à de nombreuses mesas isolées dans l'État d'Amazonas vénézuélien<sup>4</sup>, et même à des vestiges disjoints jusqu'en Guyane hollandaise (Tafelberg, env. 1 000 m). C'est ainsi que subsiste, en ne considérant que les plus hautes altitudes, sur un territoire restreint de 5 000 km<sup>2</sup> au total, une flore en place directement issue de la période secondaire de 3 000 espèces environ, flore qui n'a que de rares affinités avec des espèces de la flore indo-pacifique archaïque considérée par A. C. SMITH.

Laboratoire de Phanérogamie,  
Muséum, PARIS.

1. Des familles primitives décelées par A. C. SMITH, 9 seulement existent en Guyane dont 3 seulement sont modérément représentées sur les sommets des mesas du haut pays.

2. Actuellement la pluviosité est de l'ordre de 2 500 mm.

3. " Lost Worlds. "

4. Cerro de la Neblina, 3 000 m, d'élevant d'un niveau de base de 100-200 m.